

Einige Notizen zur Phylogenie der Rugosa

Von HELMUT W. FLÜGEL¹⁾

(Mit 1 Textabbildung)

Manuskript eingelangt am 5. Juli 1979

Unsere Vorstellungen über die Phylogenie ausgestorbener Organismen stützt sich — soweit fossiles Material vorliegt — vor allem auf die Skelettmorphologie, ihren zeitlichen Wandel und ihre Ähnlichkeit mit der anderer Gruppen. Zuzufolge der Unsicherheit in der Beurteilung der Beziehungen des Skeletts zum unbekanntem Weichkörper und damit der Funktion der Skelettelemente haben diesbezügliche Überlegungen jedoch meist einen hypothetischen Charakter. Dies gilt auch für die hier vorgelegten Notizen, die einige bisher nicht oder kaum beachtete Probleme der Phylogenie der Rugosa aufzeigen sollen.

Die Rugosa werden häufig als Vorfahren der Scleractinia betrachtet (z. B. SCHINDEWOLF 1942, IVANOVSKIY 1970). Dagegen lassen sich drei schwerwiegende Einwände vorbringen:

1. Zwischen dem Aussterben der Rugosa am Ende des Perm und dem Auftreten der ersten Scleractinia während der Mitteltrias liegt eine zeitliche Lücke von nahezu 10 Millionen Jahren.

2. Die Ontogenie der Septen zeigt eine unterschiedliche Zahl der Protosepten sowie eine andere Art der Septeninsertion (vgl. WEYER 1972, FLÜGEL 1975).

3. Das Skelett der Scleractinia besteht seit der Trias aus Aragonit, das der Rugosa mit großer Sicherheit aus Mg-Kalzit (RICHTER 1972, SORAUF 1977, 1978, ZORN 1977).

Diese Punkte lassen mich annehmen, daß die Rugosa eine an der Wende Perm/Trias nachkommenlos ausgestorbene Ordnung der Anthozoa sind.

Ihre ersten, bereits 3 Subordnungen angehörenden Genera (WEYER 1973) finden sich im unteren Caradocium von Estland, New South Wales und dem östlichen Nordamerika (SYTOVA 1977). Ob unter ihnen Gleichzeitigkeit herrscht läßt sich nicht sagen. Morphologisch am einfachsten ist *Primitophyllum* KALJO

¹⁾ Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Helmut W. FLÜGEL, Institut für Geologie und Paläontologie, Universität Graz, Heinrichstraße 26, A-8010 Graz. — Österreich.

aus der *Climacograptus velifer*-Zone von Estland. Es handelt sich um einen kegelförmigen Korallit ohne Basalelemente, dessen monaktine kurze Septen weitgehend von stereoplasmatischen Ablagerungen eingehüllt sind. Theoretisch ist ein ähnlicher Bauplan am Beginn der Evolution zu erwarten (IVANOVSKIY 1968). Dies würde darauf hindeuten, daß die aus Nordamerika und New South Wales beschriebenen Gattungen evolvierte, jüngere Formen sind.

Skelett-tragende Vorläufer dieser frühen Rugosa kennen wir nicht. *Cothonion* A. & S. JELL 1977 aus dem Mittelkambrium von New South Wales ist sicher keine Rugose. Möglicherweise handelt es sich um eine unbekannte Molluskengruppe. Das Fehlen älterer Formen und das plötzliche weltweit einzeitige erste Auftreten mehrerer Genera zeigt, daß die Rugosa im tieferen Caradocium entstanden sein müssen. Das Skelett in Gestalt eines von einer Wand umhüllten und durch Septen gegliederten Kegels muß ein derartiger Vorteil gegenüber anderen Gruppen gewesen sein, daß sein Erwerb eine rasche Radiation und Entwicklung zur Folge hatte. Schon wenige Millionen Jahre nach dem ersten Auftauchen und noch im mittleren Ordovizium finden wir die Rugosa bereits mit mindestens 12 weiteren Genera im baltisch-skandinavischen Raum, in Nordamerika, Kalifornien, China, Sibirien, dem Ural, Australien usw. (KALJO & KLAAMAN 1973) und ab dem oberen Ordovizium sind sie zusammen mit Tabulata und Stromatoporen in Riff-Assoziationen weltweit verbreitet. Der große Adaptionsvorteil ihres Grundbauplanes zeigt sich darin, daß er — von ganz wenigen und rasch aussterbenden Ausnahmen bei den Cystiphyllidae und Calceolidae abgesehen — in der weiteren Entwicklung nicht mehr verlassen, sondern nur mehr variiert wurde. In der Ausbildung der Septen, der Basalelemente, der Kelchform usw. wurden dabei alle denkbaren Möglichkeiten durchgespielt und immer neue Modelle entwickelt, wobei die Selektion dafür sorgte, daß veraltete Typen sehr rasch „aus dem Verkehr gezogen wurden“. Nur sehr wenige, einfach gebaute Genera wie *Ufimia* haben auch längere Zeitabschnitte unverändert überdauert. Ein in dieser Hinsicht völlig anderes Evolutionsbild zeigen die Scleractinia, bei denen wir zahlreiche langlebige Gattungen kennen. Ein großer Teil der als Riffbildner wichtigen heutigen Formen wie *Acropora*, *Porites*, *Stylophora* oder *Pozillophora*, die, teilweise in den gleichen Riffen, in denen sie heute noch auftreten, z. T. seit dem Eozän nachweisbar sind, gehören hierzu. Sie haben dabei alle Veränderungen ihrer Umwelt, seien sie geologischer oder klimatischer Natur, Spiegelschwankungen des Meeres, biologische Eingriffe usw. ohne Veränderungen überstanden. Einige Gattungen wie *Gomophora*, *Favia*, *Madractis* usw. werden sogar bereits aus der Kreide angegeben, was auf eine Lebensdauer von 80 und mehr Millionen Jahre schließen läßt. Dabei ist zu bemerken, daß ihre Systematik ausschließlich auf Skelettmerkmalen beruht, was zeigt, daß ihr Weichkörper keine Entwicklung erfahren hat, sondern vollkommen dem der skelettlosen Corallimorpharia entspricht (SCHMIDT 1974). Das bedeutet, daß in der Evolution der Scleractinia die „Entdeckung“ des Kalzifikationsprozesses als Schlüsselereignis anzusehen ist und die weitere Evolution in der Abwandlung ihres Skeletts bestand.

Über die Physiologie dieses Prozesses sind wir relativ gut informiert. Er spielt sich in einer durch die Calzioblastenschichte des Ectoderms ausgeschiedenen Mukopolysaccharid-Matrix ab, in der das epitaktische Wachstum von Aragonit erfolgt. Von Interesse ist, daß bei verschiedenen Scleractinia die Hauptkomponente dieser Matrix Chitin ist (WAINWRIGHT 1963, YOUNG 1971). Dies und das Auftreten von Chitin bei Hydrozoa, aber auch Scyphozoa (CHAPMAN 1966) könnte andeuten, daß es unter den Vorläufern der heutigen Cnidaria solche mit einer Chitinhülle gab.

Die ältesten Anthozoa finden sich zusammen mit Hydrozoa und Scyphozoa in der präkambrischen Ediacara-Fauna Australiens (GLAESSNER & WADE 1966). Dies zeigt, daß die Entstehung der Cnidaria vor mehr als 600 Millionen Jahren erfolgt sein muß und daß zu diesem Zeitpunkt bereits die Aufgabelung der Anthozoa in Octocorallia und Hexacorallia (SCHMIDT 1974) bzw. deren Vorläufer vollzogen war. Bei der Suche nach den Vorfahren der Rugosa können wir uns daher auf die Zeit zwischen der Ediacara-Fauna und dem Ordovizium beschränken. Dies scheint die Ansicht zu stützen, daß die Rugosa von den seit dem Oberkambrium bekannten Tabulata abstammen, obgleich bereits HILL 1960 darauf hinwies, daß zwischen beiden Gruppen keine Übergangsformen existieren. SYTOVA 1977, wie bereits vor ihr DACQUE 1935 u. a. vertraten daher die Meinung, daß zu verschiedenen Zeiten aus skelettlosen Anthozoa die Tabulata, Rugosa, Heliolitida und Heterocorallia entstanden seien. Bedenkt man die auffallenden Unterschiede in der Skelettmorphologie, das Fehlen echter Septen bei den Tabulata und die Notwendigkeit, daß entgegen der normalen Leserichtung die Evolution in diesem Fall von einer durch ihre Stockbildung charakterisierten Gruppe zu solitären Formen gegangen sein müßte (vgl. LELESHUS 1978), dann wird man nicht umhinkönnen, die von SYTOVA angeführten Indizien zu akzeptieren. Das führt zur Frage, ob auch bei den Rugosa die „Entdeckung“ der Kalzifikation das Schlüsselereignis ihrer Evolution war und der Weichkörper unverändert übernommen wurde.

Überlegungen zum Weichkörper der Rugosa beruhen auf Vergleichen mit dem der Scleractinia, wobei die Ähnlichkeit der Skelettmorphologie und die angenommene phylogenetische Verknüpfung als Beweis dienen. Dem trat 1965 BIRENHEIDE mit der Frage, ob die Rugosa Mesenterien hatten, entgegen, wobei er dies verneinte. Er stellte sie daher zu einer Klasse „Eoanthozoa“, was SCHINDEWOLF 1967 und SCHOUPPE & STACUL 1968 zurückwiesen. In diesen Auseinandersetzungen blieb die Funktion der Mesenterien sonderbarerweise unberücksichtigt. Die Mesenterien der Scleractinia sind nicht nur Träger der für die Nahrungsaufnahme wichtigen Filamente, sondern ihre endodermalen Längsmuskelstränge bewirken, daß bei Kontraktion des Polypen das Wasser aus den Gastraltaschen völlig ausgetrieben und der Weichkörper zwischen die Septen zurückgezogen wird. Nur dadurch wird die Schutzfunktion, die das Skelett hat, voll erfüllt. Die Septen bei den Rugosa wären daher sinnlos, würden sie nicht gleichfalls zwischen Längsmuskel-tragenden Mesenterien gelegen haben. Dies bedeutet, daß wir bei den Rugosa auch ein als Reizleitung dienen-

des und die Muskel betätigendes „Nervennetz“ sowie Sinnesrezeptoren annehmen müssen. Aus dem Skelett heraus nicht zu beantworten ist hingegen die Frage, ob sie Cnidae, Tentakeln und Mesenterialfilamente hatten.

Die Existenz ersterer bei Hydrozoa, Scyphozoa und Anthozoa zeigt, daß diese schon vor der Aufspaltung der drei Klassen entstanden. Damit ist anzunehmen, daß auch die Rugosa Cnidae hatten. Das gleiche gilt für die Tentakeln, die bei allen Polypenformen der Cnidaria auftreten und den Zweck haben, die Nahrung zu erfassen und über Wimperströme der Mundöffnung zuzuführen.

Problematisch sind dagegen Mesenterialfilamente bei den Rugosa. Gleichgültig wie wir uns die Ausgangsform der Cnidaria vorzustellen haben und die Entwicklung des Gastralraumes erfolgte (vgl. REES 1966, SIEWIG 1976 u. a.), das Ergebnis dieser Entwicklung war eine Konzentration der Nahrungsaufnahme auf einen von äußeren Einflüssen geschützten Raum, was eine Ökonomisierung gegenüber dem Ausgangszustand bedeutet. Eine Vergrößerung dieses „Eßzimmers“ benötigt nicht nur die Entwicklung eines „Fließbandes“ (Cilien, Tentakeln, Siphonoglyphe) durch die die Nahrung herbeigeschafft wird, sondern die Nahrungsaufnahme selbst führt zur Notwendigkeit, daß bei gleichbleibender Größe des Polypen und seines Gastralraumes die Oberfläche des Endoderms vergrößert wird, da dadurch eine Vermehrung der phagozytierenden bzw. Enzym-absondernden Zellen möglich wird. Dies ist für die kontinuierliche Nahrungsaufnahme und damit den Stoffwechsel von Bedeutung. Letzterer liefert die Zwischenprodukte für den Aufbau körpereigener Substanzen sowie die für die Biosynthese und die Aufrechterhaltung der Lebensfunktionen benötigte chemische Energie. Jeder Schritt in der Verbesserung dieses Systems bringt einen Evolutionsvorteil. Die Bildung der Mesenterien erklärt sich somit aus der gezeigten Notwendigkeit der Oberflächenvergrößerung, wobei bei den Scleractinia die Nahrung extrazellulär enzymatisch im Gastralraum zerlegt und über die Mesenterialfilamente phagozytiert wird. Hierbei ist zu beachten, daß nicht nur für die Scleractinia, sondern auch für die Rugosa die Energie für die Kalksynthese eine wichtige Rolle spielt. Vor diesem Problem stehen die Korallen vor allem seit der Entwicklung von Riffen in den tropischen nährstoffarmen Meeren, in denen der Planktongehalt zu gering ist, um den Energiebedarf zu decken und wo sie daher zusätzliche Nahrungsquellen wie die direkte Aufnahme gelöster Stoffe über die gesamte Oberfläche oder die Stoffwechselprodukte der endodermalen Zooxanthellen als weitere Nahrungsquellen erschließen mußten (SCHUMACHER 1976, JOHANNES 1974, MUSKATINE 1973). Interessant ist in diesem Zusammenhang eine Bemerkung von JOHANNES, wonach möglicherweise die Entwicklung spezifischer Nahrungsmechanismen den hohen Artenreichtum, welcher in den relativ einheitlichen Riff-Environments beobachtbar ist, erklären könnte.

Die Skelettmorphologie ist ein Hinweis auf die Größe der inneren Oberfläche des Polypen. Die während der Evolution der Rugosa feststellbare Ausgestaltung des Kelches durch eine Komplikation seiner basalen Elemente, durch die Entwicklung einer Columella und eine starke Septenvermehrung spiegelt

damit den Trend zur Oberflächenvergrößerung des Gastralraumes bei Gleichbleiben der Polypengröße wider. Dieser Trend könnte seine Erklärung darin finden, daß bei den Rugosa die enzymatische Vorverdauung im Gastralraum noch kaum oder gar nicht entwickelt war und daher eine Vergrößerung des Endoderms als Fläche der Nahrungsaufnahme eine wichtige Rolle spielte. Zwangsweise mußte dieser Trend in Kollision zur Entwicklung des Skelettes geraten, da mit ihm eine vermehrte Skelettausscheidung und ein erhöhter Energiebedarf notwendig wurde, was zu einem Kreislauf führen mußte. Möglicherweise ist darin die Ursache für die erwähnte Kurzlebigkeit der Genera und ihren raschen Ersatz durch neue, das Problem gleichfalls nicht meisternde Formen zu suchen. Eventuell steht auch die bei den Scleractinia nicht bekannte Entwicklung einer Fossula mit diesem Problem in Zusammenhang (vgl. FLÜGEL 1975).

Bereits SPASSKY 1967, FLÜGEL 1972 und EASTON 1973 haben die Columella mit einer Vergrößerung der Oberfläche des Endoderms, d. h. indirekt mit dem Stoffwechsel in Zusammenhang gebracht. Ihre große Bedeutung geht sehr deutlich aus der Evolution der Rugosa hervor. Sie zeigt eine auffallende Krise an der Wende Devon/Karbon, die fast zum Aussterben der Ordnung führte (FLÜGEL 1974). Während vor diesem Zeitpunkt Achsialstrukturen Ausnahmefälle darstellen, finden wir danach weit verbreitet und mit verschiedensten Typen und Formen die Columella als das dominierende morphologische Merkmal der Rugosa. Dies führt zur Vorstellung, daß es der Versuch war, das Stoffwechselproblem durch die Entwicklung einer Columella zu lösen, welche die Rugosa für über mehr als 100 Millionen Jahre vor dem Aussterben bewahrt hat, ohne jedoch, wie die trotzdem weiter anhaltende rasche Entwicklung neuer Genera zeigt, letztlich eine Lösung zu bringen.

In diesem Zusammenhang ist von Interesse, daß der Krise am Ende des Devons der Zusammenbruch der Riff-Ecosysteme im tieferen Oberdevon voranging, nachdem es im Mitteldevon mit dem Aufblühen der Riffe zu einer großen Diversität der altpaläozoischen Rugosenfaunen gekommen war. Es sei daran erinnert, daß im Gegensatz zu den rezenten Riffen in deren Aufbau die Scleractinia dominieren, in den paläozoischen Riffen die Rugosa gegenüber Tabulata und Stromatoporen deutlich zurücktreten (COOPER 1974). Es verwundert daher nicht, daß dieser Zusammenbruch nicht nur zu einer fast tödlichen Katastrophe für die Rugosa führte, sondern das Ende der Stromatoporen sowie eine sehr deutliche Reduktion mit Veränderung in der Zusammensetzung der Tabulata bedeutete. Die Ursache dieser Entwicklung kennen wir nicht. Es ist jedoch nicht unmöglich, daß auch hier das Stoffwechsel- und damit Energieproblem eine wichtige Rolle spielte und entsprechend der Vorstellung von TAPPAN 1969 diese Krise durch die Entwicklung des Mikroplanktons bestimmt wurde, umsomehr als Änderungen der anorganischen Umwelt bei einem Vergleich mit der Evolution der Scleractinia ausscheiden dürften (vgl. S. 74).

Wie angedeutet, stellt der Kelch bei den Rugosa ein wichtiges Merkmal dar. Seine Form ergibt sich aus der Ausbildung der basalen Skelettelemente.

Ihre vielfältige und systematisch wichtige Abwandlung zeigt, daß die Kelchform für den Polypen so bedeutungsvoll war, daß bereits geringe Veränderungen Vorteile ergaben. Funktionsmorphologisch diente der Kelch nicht nur der Verankerung des Polypen, sondern auch der Vergrößerung seiner Oberfläche. Die Unklarheit über diese Bedeutung sowie den Mechanismus der diskontinuierlichen Hebung des Weichkörpers vor Ausscheidung der basalen Skelettelemente hat dazu geführt, daß deren Form und Anordnung bisweilen fälschlicherweise als rein umweltabhängig angesehen wurde. Hinsichtlich der Hebung des Weichkörpers werden drei Theorien angeboten. In der Ersten üben die kontinuierlich emporwachsenden Septen einen Zug auf die basalen Polypenteile aus, was zu ihrer zeitweisen Höherschaltung führen soll. Dieser Zugtheorie steht die Drucktheorie gegenüber. Sie nimmt an, daß es an der Basis des Weichkörpers örtlich zu einer Ausscheidung von Gas oder Flüssigkeit kam, die den Polypen an diesem Punkt in die Höhe drückte. Beide Vorstellungen können die räumliche und generische Bindung der Basalelemente ebensowenig klären, wie die Entstehung durchhängender Dissepimente oder Tabellae. Für einfache Tabulae wird als dritte Möglichkeit ihre Bildung in peripheren blendenartigen Einfaltungen des Weichkörpers, die zu einer Abschnürung tieferer Teile führte, diskutiert. Dies würde zwar eine durch den genetischen Code gegebene Determiniertheit von Form und Position erklären, ist jedoch abgesehen von Gründen die FEDOROWSKI 1978 anführte, bei kompliziert gebauten Elementen, wie z. B. der Columella, kaum denkbar.

Keine dieser Theorien berücksichtigt den Weichkörperbau des Polypen und seine aktiven Möglichkeiten. Dieser Weichkörper besteht aus Ecto- und Endoderm sowie zwischen beiden als versteifendes Element, das Collagenewebe der Mesogloea (CHAPMAN 1966). An ihr setzte bei den Anthozoa die Längs- und Ringmuskulatur an. Ihre Kontraktion bewirkt eine örtliche Verformung des Polypen. Es wäre somit vorstellbar, daß durch eine aktive Betätigung dieses Muskelnetzes eine örtliche Lösung und Neuformung der Polypenbasis als skelettabscheidende Fläche erfolgte. Diesem Netz käme damit eine ähnliche Funktion zu, wie dem Gitter im Stahlbetonbau. Hierbei sind Stelle und Form der Hebung genetisch fixiert, wobei umweltbedingt innerhalb einer gewissen Breite Abweichungen denkbar sind. Die Auslösung und Steuerung dieses Vorganges könnte über mechanische Rezeptoren in Zusammenhang mit dem Wachstum der Septen bei Reizübertragung auf das Nervennetz erfolgen. Untersuchungen an rezenten Korallen sollten klären, ob eine derartige Vorstellung zutrifft oder nicht.

Aufgrund der bisherigen Ausführungen wird angenommen, daß die Vorläufer der Rugosa skelettlose Anthozoa mit Tentakeln, Cnidae, Mesenterien, Muskeln und einem Nervennetz, jedoch vermutlich noch ohne Mesenterialfilamente waren. Ob es sich hierbei um sessile Polypen gehandelt hat, bleibt offen — umso mehr als auch schwimmende Actiniaria bekannt sind (ROBSON 1966). Bei ihnen erfolgt das Schwimmen durch Kontraktion des Körpers, wobei die Tentakeln eine wichtige Rolle spielen.

Bei den Scleractinia kommt es während des Larvenstadiums nacheinander zur Bildung von 6 Mesenterienpaaren (Protocneme) innerhalb der nach Festheftung der Planula gleichzeitig die 6 Protosepten entstehen. In dorso-ventraler Folge entwickeln sich nunmehr die weiteren Mesenterien, wobei nach Abschluß jedes Zyklus gleichzeitig die neuen Septenzyklen entstehen. Wir können nicht a priori annehmen, daß die Rugosa bzw. ihre Vorläufer den gleichen Entwicklungsmodus hatten. Dies zeigt vor allem die Septenentwicklung der Rugosa, bei der die Protosepten nacheinander gebildet wurden und als erstes Element das Haupt- und Gegenseptum erscheint. Wenn die Septenbildung so wie bei den Scleractinia innerhalb der Mesenterienpaare erst nach „Festsetzung“ der Larve erfolgte, könnte in diesem frühen Entwicklungsmodus der Septen ein Hinweis dafür gegeben sein, daß bei den Rugosa während des Planulastadiums nur zwei Mesenterienpaare entstanden, nach Festheftung (?) der Planula die Entwicklung der beiden ersten Septen erfolgte und erst in der weiteren Ontogenie die späteren Mesenterien und Septen sich entwickelten. Dies würde bedeuten, daß entsprechend den Vorstellungen von HUDSON 1936 und WRIGHT 1969 nur Haupt- und Gegenseptum echte Protosepten im Sinne einer Bildung innerhalb von vier larval angelegten Protocnemen sind. Eine Stütze findet diese Vorstellung darin, daß auch die Scyphozoa vier Mesenterien besitzen. Ähnlicherweise hat bereits REES 1966 für die Ausgangsform der Cnidaria bzw. THIEL 1966 für die der Anthozoa und Scyphozoa die Existenz eines Polypen mit vier Mesenterien gefordert.

In diesem Zusammenhang taucht die Frage der systematischen Stellung der Conulata auf.¹⁾ Diese in der Trias ausgestorbene Gruppe wird aufgrund ihrer tetrameren Symmetrie meist als Subklasse der Scyphozoa betrachtet. MOORE & HARRINGTON 1956 vertraten die Ansicht, daß ihr chitinophosphatisches Skelett eine ectodermale Ausscheidung sei, wobei auch die vier in das Innere des Pyramidenstumpfes reichenden Septen das Resultat kontinuierlicher Ectoderm ausscheidung wären. Die beiden Autoren wiesen dabei auf die ectodermalen peristomalen Trichter und Muskelfahnen der rezenten Scyphozoa hin. Dieser Vergleich kann jedoch nicht als funktionelle Gleichsetzung angesehen werden. Die vier Mesenterien der Scyphozoa besitzen Mesenterialfilamente. Sie sind bewegliche Teile, in deren Mesogloea die der Kontraktion dienenden ectodermalen Muskelstränge verlaufen. In der Rekonstruktion von MOORE & HARRINGTON stellen die Septen dagegen starre Bildungen dar, die eine Kontraktion des Polypen nicht erlaubten. Eine Beweglichkeit etwaiger Mesenterialfilamente würde dadurch sehr eingeschränkt und die Nahrungsaufnahme erschwert werden. Es fragt sich daher, ob wir nicht eher die Conularien als eine einseitig spezialisierte Gruppe mit einem ectodermal ausge-

¹⁾ Bedauerlicherweise wurde mir erst nach Abfassung vorliegender Arbeit die wichtige Publikation von BISCHOFF, G.: "Internal structures of conulariid tests and their functional significance, with special reference of Circonulariina n. suborder (Cnidaria, Scyphozoa)", Senck. leth., 1978, bekannt.

schiedenen Chitin-Skelett betrachten müssen, bei der die Septen beiderseits so wie wir es für die Rugosa annehmen und es bei den Scleractinia der Fall ist, von Mesenterien flankiert waren, deren Muskeln nicht der Kontraktion des Tieres, sondern dem Verschuß der dünnen Chitindeckel dienen. In dieser Rekonstruktion müßten wir vier Mesenterienpaare annehmen. Systematisch ergäbe sich dadurch die Notwendigkeit, die Conulata als eigene Ordnung der Anthozoa anzusehen.

Zusammenfassend lassen sich die hier kurz wiedergegebenen Gedanken über die systematische und phylogenetische Beziehung der Cnidarien und insbesondere der Anthozoen in folgendem Schema darstellen.

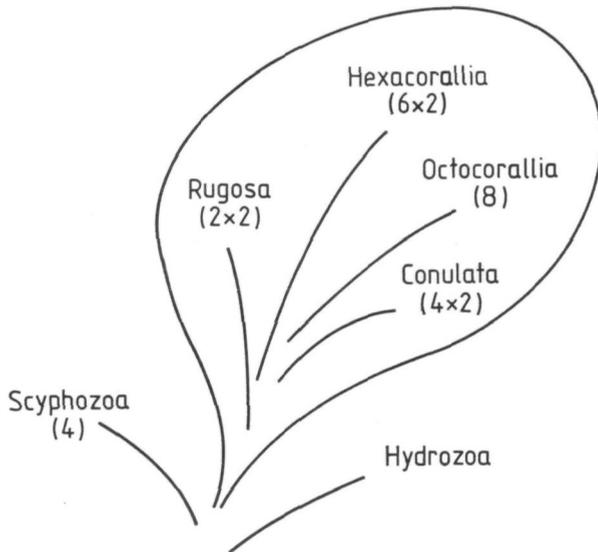


Abb. 1. Phylogenie und Systematik der Cnidaria (Zahl ? der im Larvenzustand gebildeten Mesenterien bzw. Mesenterienpaare)

Literatur

- BIRENHEIDE, R. (1965): Haben die rugosen Korallen Mesenterien gehabt? — *Senck. leth.*, **46**: 27–34. — Frankfurt am Main.
- CHAPMAN, G. (1966): The structure and functions of the Mesogloea. — In: REES, W.: *The Cnidaria and their Evolution*, 147–168. — London.
- CHAPMAN, D. M. (1966): Evolution of the Scyphistoma. — In: REES, W.: *The Cnidaria and their Evolution*, 51–75. — London.
- COPPER, P. (1974): Structure and development of early paleozoic reefs. — *Proc. Second Int. Coral Reef Symp.* **1**: 365–386. — Brisbane.
- DACQUE, E. (1935): *Organische Morphologie und Paläontologie*. — **8**: 1–476. — Berlin.
- EASTON, W. H. (1973): On the Tetracorals *Acrocyathus* and *Lithostrotionella* and their septal morphology. — *Jour. Paleont.*, **47**: 121–135, 1 Taf. — Lawrence.
- FEDOROWSKI, J. (1978): Some aspects of coloniality in rugose corals. — *Palaeontology*, **21**: 177–224, Taf. 14–23. — London.

- FLÜGEL, H. W. (1972): Die paläozoischen Korallenfaunen Ost-Irans 2. Rugosa und Tabulata der Jamal-Formation (Darwasian?, Perm). — *Jahrb. Geol. B.-A.*, **115**: 49–102. — Wien.
- (1974): Die Entwicklung der rugosen Korallen im Bereich der Devon/Karbon-Grenze. — *Sept. Congr. Int. Strat. Geol. Carbonif.*, **3**: 81–87. — Krefeld.
- (1975): Skelettentwicklung, Ontogenie und Funktionsmorphologie rugoser Korallen. — *Paläont. Z.*, **49**: 407–431. — Stuttgart.
- GLAESSNER, M. F. & WADE, M. (1966): The late precambrian fossils from Ediacara, South Australia. — *Palaeontology*, **9**: 599–628, Abb. 97–103. — London.
- HILL, D. (1960): Possible intermediates between Alcyonaria Tabulata, Tabulata and Rugosa, and Rugosa and Hexacoralla. — *Int. Geol. Congr.*, **XXII**: 51–58. — Copenhagen.
- HUDSON, R. G. S. (1936): The development and septal notation of the Zoantharia Rugosa (Tetracoralla). — *Proc. Yorks. geol. Soc.*, **23**: 68–78, 7 Abb. — Wakefield.
- IWANOWSKI, A. B. (1968): The Evolution of the Ordovician and Silurian Rugosa. — *Proc. IPU XXIII Int. Geol. Congr.*, 69–78. — Prag.
- (1970): Multiple divergence of corals. — *Doklady Akad. Nauk SSSR*, **192**: 896–898. — Moskau.
- JELL, P. A. & JELL, J. S. (1976): Early Middle Cambrian corals from western New South Wales. — *Alcheringa*, **1**: 181–195, 12 Taf.
- JOHANNES, R. E. (1974): Sources of nutritional energy for reef corals. — *Proc. Sec. Int. Coral Symp.*, **1**: 133–137. — Brisbane.
- KALJO, D. & KLAAMANN, E. (1973): Ordovician and Silurian Corals. — In: HALLAM, A.: *Atlas of Palaeobiogeography*, 37–45. — Amsterdam (Elsevier).
- LELESHUS, V. L. (1978): On one feature in the evolution of rugose corals. — *Paleont. J.*, **12**: 28–31. — Washington (Übersetzt aus dem Russ.).
- MOORE, R. C. & HARRINGTON, H. J. (1956): Conulata. — In: MOORE, R.: *Treatise on Inv. Paleont.*, F 54–F 66. — Kansas.
- MUSCATINE, L. (1973): Nutrition of corals. — In: JONES, O. & ENDRAN R.: *Biology and Geology of Coral Reefs*, **2** (1): 77–119. — New York.
- REES, W. J. (1966): The evolution of the Hydrozoa. — In: REES, W.: *The Cnidaria and their Evolution*, 199–222. — London.
- RICHTER, D. K. (1972): Authigenic Quartz preserving skeletal Material. — *Sedimentology*, **19**: 211–218, 1 Abb., 1 Tab. — Amsterdam.
- ROBSON, E. A. (1966): Swimming in Actiniaria. — In: REES, W.: *The Cnidaria and their Evolution*, 333–360, 11 Figs. — London.
- SIEWING, R. (1976): Probleme und neuere Erkenntnisse in der Großsystematik der Wirbellosen. — *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, **1976**: 59–83. — Stuttgart.
- SORAU, J. E. (1977): Microstructure and magnesium content in Lophophyllidium from the Lower Pennsylvanian of Kentucky. — *J. Paleont.*, **51**: 150–159, 2 Figs., 3 Taf. — Lawrence.
- (1978): Original structure of composition of Permian rugose and Triassic scleractinian corals. — *Paleontology*, **21**: 321–339, Taf. 30–33. — London.
- SPASSKIY, N. Ya. (1967): Paleocology of Tetracorals. — *Paleont. J.*, **2**: 1–6. — Moskau (Übers. AGI).
- SYTOVA, V. A. (1977): On the origin of Rugose Corals. — *Mem. B. R. G. M.*, **89**: 65–68. — Paris.
- SCHINDEWOLF, O. H. (1942): Zur Kenntnis der Polycuelien und Plerophyllen. — Eine Studie über den Bau der „Tetrakorallen“ und ihre Beziehungen zu den Madreporarien. — *Abh. R. A. Bodenforsch.*, (n. F.), **204**: 324 S., 155 Abb., 36 Taf. — Berlin.

- SCHINDEWOLF, O. H. (1967): Rugose Korallen ohne Mesenterien? — *Senckenbergiana Lethaea*, **48**: 135—145, 7 Abb. — Frankfurt am Main.
- SCHMIDT, H. (1974): On evolution in the Anthozoa. — *Proc. Sec. Int. Coral Reef Symp.*, **1**: 533—560. — Brisbane.
- SCHOUPPE, A. v. & STACUL, P. (1968): Zur Bildung der Septen und Mesenterien bei den Pterocorallia. — *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.*, **130**: 47—77, 11 Abb. — Stuttgart.
- SCHUHMACHER, H. (1976): Korallenriffe. — 275 S., 205 Abb. — München (BLV-Verlag).
- TAPPAN, H. (1969): Microplankton, Ecological Succession and Evolution. — *Proc. North Amer. Pal. Conr.*, **2**: 1058—1103. — Lawrence.
- THIEL, H. (1966): The evolution of Scyphozoa a review. — In: REES, W.: *The Cnidaria and their Evolution*, 77—117. — London.
- WAINWRIGHT, St. A. (1963): Skeletal organization in the Coral, *Pocillopora damicornis*. — *Quart. J. microscop. Sci.*, **104**: 169—183, 6 Abb., 1 Tab. — London.
- WEYER, D. (1972): Zur Morphologie der Rugosa (Pterocorallia). — *Geologie*, **21**: 710—738, 7 Abb., 2 Taf. — Berlin.
- (1973): Über den Ursprung der Calostylidae ZITTEL 1879 (Anthozoa Rugosa, Ordoviz-Silur). — *Freiberger Forschungshäfte*, C **282**: 2 Abb., 15 Taf. — Leipzig.
- WRIGHT, A. J. (1969): Notes on tetracoral Morphology. — *J. Paleont.*, **43**: 1232—1236, 2 Abb. — Tulsa.
- YOUNG, St. D. (1971): Organic Matrices Associated with CaCO₃ Skeletons of Several Species of Hermatypic Corals. — In: LENHOFF, H. & al.: *Experimental Coelenterate Biology*, 260—264. — Honolulu.
- ZORN, H. (1977): Zur Skelettstruktur und Mineralogie devonischer und triassischer Korallen und anderer Rifforganismen. — *N. Jb. Geol. Paläont., Mh.* **1977**: 343—357. — Stuttgart.